

0- 768616

На правах рукописи

УДК 597.553.2:597-1.05:597-13(282.257.166)

ГОРДОВСКАЯ

Софья Борисовна

**ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ГАМЕТОГЕНЕЗ НЕРКИ
р. ОЗЕРНАЯ (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)**

Специальность 03.00.10 – ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва - 2008

Работа выполнена в лаборатории морских исследований лососей Камчатского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО)

Научный руководитель: доктор биологических наук
Кловач Наталья Владимировна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Микодина Екатерина Викторовна
кандидат биологических наук
Белова Наталья Васильевна

Ведущая организация: Межведомственная Ихтиологическая
комиссия

Защита состоится 22 февраля 2008 г. в 11 часов на заседании диссертационного совета Д 307.004.01 при Всероссийском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) по адресу: 107140, Москва, ул. Верхняя Красносельская, д.17.

Факс 8-499-264-91-87, электронный адрес sedova@vniro.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ВНИРО.

Автореферат разослан 22 января 2008 г.

НАУЧНАЯ БИБЛИОТЕКА КГУ



0000396408

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

A handwritten signature in dark ink, appearing to read 'M.A. Sedova'.

М.А.Седова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Изучение закономерностей развития и строения гонад у рыб необходимо для решения теоретических задач и ответов на практические вопросы рыбного хозяйства, поскольку размножение является одним из основных процессов, обеспечивающих существование вида.

Нерка *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) является одним из наиболее ценных видов среди тихоокеанских лососей, объектом промысла и искусственного разведения, поэтому различные стороны её биологии были и остаются предметом пристального изучения. В то же время, несмотря на обилие работ, посвященных гаметогенезу нерки (Персов, 1966, 1968, 1972; Иевлева, 1970, 1985; Иванков, 1983, 1985; Грачев, 1961, 1971; Толстяк, 1988; Isida et al., 1961), ряд его сторон исследован недостаточно полно.

Исследования оогенеза самого крупного в Азии стада нерки р. Озерной (озерновская нерка, нерка оз. Курильское), воспроизводящейся в оз. Курильское, и обеспечивающего 70% отечественного улова нерки, были проведены в 1960–1970 г., когда климатические условия и промысловая нагрузка на популяцию существенно отличались от того, что имеет место в настоящее время. Произошедшие изменения повлияли на морфологические и физиологические показатели нерки, а также на протекание процессов гаметогенеза, и, в конечном счете, на темп созревания поколений и численность подходов.

До 1980-х гг. наименее изученным оставался морской период жизни азиатской нерки. Развитие в настоящее время этого направления исследований позволило перейти к изучению гаметогенеза в период жизни в море, в том числе на этапе после ската из пресных вод. Ранее такие исследования не проводились.

В процессе исследований лососей в океане стало ясно, что существующая таблица определения доли неполовозрелой нерки в смешанных уловах в весенне-летний период в море не пригодна в связи с произошедшими в последние годы изменениями морфологических характеристик нерки. Рыба

стала значительно крупнее. Увеличилась и масса гонад. Поэтому критерии половозрелости (масса гонад), применяющиеся сегодня для разделения на «нерестовую» и «нагульную» части скоплений нерки в период весенне-летних миграций в море, неизбежно приводят к завышению оценки численности подходов текущего года и, соответственно, занижению численности подходов последующих лет.

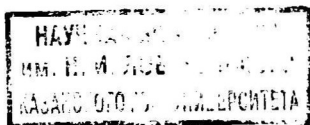
Кроме того, появление и увеличение количества неполовозрелых рыб в скоплениях лососей в весенне-летний период в исключительной экономической зоне России является признаком постепенного завершения преднерестовой миграции и дает возможность с двух или с трехнедельной заблаговременностью определять сроки окончания подходов производителей в районы прибрежного промысла (Ерохин и др., 2006).

В свете изложенного, представляется актуальным в современных климатических условиях при высокой численности популяции и большой антропогенной нагрузке предпринятое нами исследование гаметогенеза нерки в пресноводный и морской периоды жизни.

Целью настоящей работы является оптимизация промысла озерновской нерки на основе выявления и количественной оценки факторов, оказывающих влияние на эффективность ее воспроизводства.

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

- 1) исследовать гаметогенез нерки в пресноводный и морской периоды жизни;
- 2) проанализировать факторы, влияющие на содержание клеток периода мейотических преобразований, и на количество и размер клеток периода преевителиогенеза в пресноводный период жизни;
- 3) проанализировать факторы, определяющие темп оогенеза молоди нерки в ранний морской период жизни;
- 4) проанализировать результаты гистологического и биохимического исследований гонад неполовозрелой нерки, нагуливающейся в море и выявить



критерии, позволяющие разделять нерку в смешанных уловах на «нерестовую» и «нагульную» составляющие.

Научная новизна. Впервые на основе 23-летнего ряда наблюдений проведена оценка влияния условий нагула на соотношение и размер половых клеток у самок покатников озерновской нерки и установлено влияние основных факторов на скорость протекания оогенеза у молоди нерки. Показано, что в оз. Курильское – водоёме с ограниченной нагульной ёмкостью, чрезмерный пропуск производителей приводит к замедлению темпа развития воспроизводительной системы у молоди в пресноводный период жизни.

Показано, что ускоренный темп развития гонад молоди в первые месяцы морского нагула характерен для малочисленных поколений озерновской нерки. Установлено, что если численность родителей от двух смежных лет нереста превышает 3,0 млн. экз., то темп развития гонад молоди замедляется. Впервые показано, что обеспеченность пищей и температурный режим в ранний морской период жизни молоди нерки не оказывают значительного влияния на развитие их гонад. В то же время, установившийся в пресноводный период жизни темп развития гонад нерки определяет скорость их развития в первые месяцы морского нагула. Нами впервые описаны некоторые особенности развития ооцитов 3-й ступени цитологического роста молоди нерки в первые месяцы морского нагула.

Практическое значение. Данные нами рекомендации о численности пропуска производителей нерки в оз. Курильское ежегодно используются при разработке материалов, обосновывающих ОДУ озерновской нерки. При пропуске на нерест в тот или иной год более 1,5 млн. рыб на следующий год дается рекомендация об уменьшении пропуска. В соответствии с нашими рекомендациями, при определении количества производителей, которое необходимо пропустить в озеро в каждом конкретном году, учитывается уровень пищевой обеспеченности и температура воды в оз. Курильское.

Выявленные нами критерии на основе гистологического и биохимического анализов гонад нерки позволяют выделять неполовозрелых особей в

смешанных морских уловах и более точно оценивать численность подходов текущего и последующих лет.

Апробация работы. Основные результаты исследований представляли на коллоквиумах, ежегодных отчетных сессиях и заседаниях Ученого совета КамчатНИРО в 1987–2007 гг.; на II научно-практической конференции «Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки» (Петропавловск-Камчатский, 2000); на XI ежегодной конференции Северо-тихоокеанской научной организации (PICES) (Китай, Циндао, 2002); на I и II Международных научных конференциях «Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов» (Петрозаводск, 2004, 2007).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 10 работ, одна из них в издании, рекомендованном ВАК.

Основные положения, выносимые на защиту:

Относительное количество и размер половых клеток разных ступеней цитологического роста в яичниках покатников озерновской нерки тесно связаны с температурой воды и численностью нагуливающей в озере молоди, индикатором которой является количество производителей, пропущенных в озеро за два смежных года.

Молодь одновременно нагуливающейся в озере, оцениваемая по количеству производителей, пропущенных на нерест в два смежных года, оказывает влияние не только на скорость оогенеза нерки в пресноводный период, но и на темп развития гонад в ранний морской период жизни.

Критерием неполовозрелости самок нерки в весенне-летний период нагула и преднерестовой миграции является содержание воды в яичниках выше 70,0%, а самцов – содержание минеральных веществ в семенниках менее 3,0%.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения,

5 глав, выводов, списка литературы. Работа изложена на 120 страницах текста, содержит 21 рисунок и 21 таблицу. Список цитируемой литературы включает 155 источников, из которых 36 на иностранных языках.

Благодарности. Автор приносит искреннюю благодарность своему научному руководителю д.б.н. Н.В. Кловач, проявившей большую настойчивость и терпение в процессе работы над диссертацией, сотрудникам КамчатНИРО: д.б.н., профессору В.И. Карпенко, вдохновившему на анализ накопленных данных, к.б.н. Л.В. Миловской – за всестороннюю помощь, к.б.н. В.Г. Ерохину, Т.И. Толстяк, В.И. Шершневой, А.Б. Декштейну – за предоставленные материалы и полезные советы, В.А. Дубынину за постоянное сотрудничество и предоставление информации по покатникам нерки оз. Курильское.

Глава 1. Материал и методы исследования

Материалы для исследований начальных этапов гаметогенеза нерки озерновского стада собирали в период ската ее молоди в июне-июле 1983–1987 и 1996–2002 гг. Кроме собственных материалов, использованы данные М.Я. Иевлевой за 1968, 1973–1978 и 1979–1982 гг. Объем собранных и обработанных материалов представлен в таблице 1. В работе использованы данные Т.В. Егоровой, М.М. Селифонова и В.А. Дубынина по численности подходов нерки и массе тела покатников; архивные данные по среднегодовой температуре воды в слое 0–100 м; материалы Л.В. Миловской по пищевой обеспеченности молоди.

Гистологические и биохимические пробы мышц и гонад нерки в море отбирали от одних и тех же особей.

Гистологическую обработку материала проводили по стандартным методикам (Ромейс, 1953; Волкова, Елецкий, 1982).

Биохимический анализ мышечной и генеративной ткани включал определение содержания воды, липидов, минеральных веществ и белков (Шершнева, 1990). Нами были рассчитаны: энергетический показатель (ЭП) – отношение содержания сухого органического вещества к содержанию воды (Шатуновский, Шевченко, 1973), зольный индекс – отношение количества минеральных веществ к количеству воды (Шершнева, 1990), коэффициент обводнения белков мышц (Ко) – отношение количества воды к количеству

белка (Кизеветтер, 1973), индекс обеспеченности пищей (Кп) – отношение содержания липидов в мышцах рыбы к среднемуголетней величине.

Критерии половозрелости самок и самцов нерки определяли, анализируя параллельно результаты гистологического и биохимического анализов в лабораторных условиях.

Таблица 1 Число проб, подвергнутых гистологическому и биохимическому анализу

Дата	Вид анализа			
	Гистологический		Биохимический	
	Орган, ткань	Кол-во проб (шт.)	Орган, ткань	Кол-во проб (шт.)
	Покатники нерки оз. Курильское			
1968	гонады	60	–	–
1973-1987	гонады	900	–	–
1996-2002	гонады	540	–	–
всего		1500	–	–
Молодь из оз. Курильское в период первого года жизни в море				
2001(X)	гонады	25	мышцы	19
2002(X)	гонады	32	мышцы	10
2003(X)	гонады	26	мышцы	55
			гонады	23
2005 (VI, VII, IX, X)	гонады	100	мышцы	188
			гонады	35
всего		183 (самцов 30)		330
Нерка, пойманная в море в период преднерестовой миграции (май–август)				
2000	гонады	36	гонады	53
2001	гонады	76	гонады	170
2002	гонады	55	гонады	160
2003	гонады	125	гонады	224
всего	гонады	292	гонады	607

Изображения гистологических срезов получены с помощью цифровой видеокамеры Leica DC и микроскопа Olympus. Статистическую обработку проводили с помощью программ EXCEL, STATISTICA 6.0, OPTIMAS 6.5.

Глава 2. Обзор литературы

2.1. Физико-географическая характеристика оз. Курильское и прикамчатских вод Охотского моря

Озеро Курильское (бассейн р. Озерная, западная Камчатка) расположено на юге п-ова Камчатка. Оно относится к наиболее глубоким водоёмам Евразии и является самым холодноводным среди крупных нерестово-нагульных озёр этого региона. Низкая температура воды и замедленный водообмен определяют специфику процессов, протекающих в экосистеме озера.

Значительная часть молоди лососей азиатских стад нагуливается в Охотском море. Формирование гидрологических условий прикамчатских вод Охотского моря связано с развитием зимних атмосферных процессов над северо-западной частью Тихого океана и северо-востоком Азиатского материка, а также поступлением в Охотское море относительно тёплых тихоокеанских вод (Давыдов, 1975). Прикамчатские воды Охотского моря характеризуются продуктивностью, сопоставимой с наивысшей для Мирового океана.

2.2. Биология нерки *Oncorhynchus nerka* и состояние изученности её гаметогенеза на разных этапах жизненного цикла

На основании сведений из литературных источников описаны различные стороны биологии нерки. Приведены данные по особенностям нерестового хода нерки из различных районов воспроизводства, развития молоди в пресноводный период жизни, а также сведения о морском периоде жизни. Описан гаметогенез тихоокеанских лососей в целом и, более подробно – гаметогенез нерки. На основании анализа литературных и собственных данных сделан вывод о том, что, изучение гаметогенеза нерки имеет существенное значение для понимания биологии и выяснения закономерности формирования численности поколений.

Глава 3. Влияние факторов среды на темп оогенеза покатников нерки оз. Курильское

3.1. Условия нагула молоди и состояние гонад покатников

Особенностью Курильского озера по сравнению с другими лососевыми озёрами Камчатки, помимо холодноводности, является слабая развитость

литорали (Николаев, Николаева, 1991), что ограничивает ее кормовые ресурсы. Поэтому нагул молоди происходит преимущественно в пелагиали в течение 1-3 лет, где она питается ракообразными. Среднегоголетняя биомасса ракообразных составляла за время наблюдений 115 мг/м^3 .

Уровень пищевой обеспеченности молоди в пелагиали зависит от численности молоди нескольких поколений, нагуливающейся совместно (Миловская, Дубынин, 1999; Миловская, 2006). В качестве индикатора численности молоди мы использовали численность родителей, потомство которых нагуливалось одновременно в возрасте 0+ и 1+. Мы показали, что пищевая обеспеченность молоди тесно связана с суммарной численностью отнерестовавших производителей нерки за два смежных года (рис. 1) (Миловская, Городовская, Толстяк, 2006).

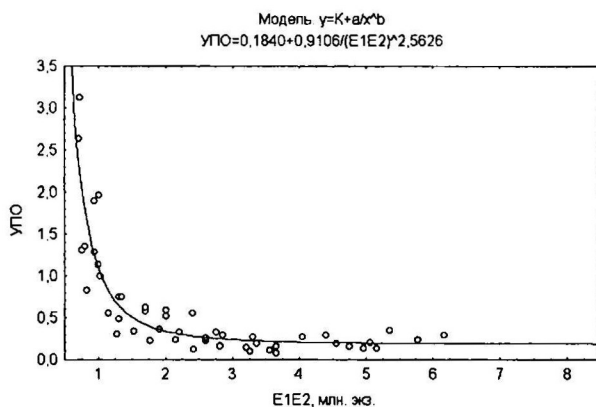


Рис. 1. Зависимость пищевой обеспеченности (УПО) молоди от суммарной численности отнерестовавших за два смежных года ($E1+E2$) производителей нерки в период 1950-2000 гг.

За 23 года наблюдений численность заходящих на нерест производителей варьировала от 0,26 до 2,75 млн. экз.

Основная часть покатной молоди в оз. Курильское представлена особями возраста 2+ (~85%). Половые клетки гонад самок покатников представлены клетками периода мейотических преобразований (мейоцитами) и ооцитами

1–4-й ступеней периода превителлогенеза (при доминировании в большинстве случаев ооцитов 2-й ступени). Ооциты 4-й ступени встречаются единично и только в годы низкой численности (1966–1976 гг.). Ранее нами было установлено, что в зависимости от условий нагула молоди изменяется темп полового развития покатников, о котором мы судили по соотношению половых клеток, находящихся на разных стадиях развития (Городовская, 2002).

3.2. Факторы, определяющие темп оогенеза покатников

Проведенный анализ показал, что соотношение половых клеток, находящихся на разных стадиях развития, в период с 1968, 1973 по 1986 и с 1996 по 2002 гг. претерпевало резкие изменения (рис. 2). Так, яичники покатников в 1968, 1973–1981 гг. характеризовались быстрым прохождением периода мейотических преобразований и абсолютным доминированием



ооцитов 2-й ступени периода превителлогенеза.

Рис. 2. Соотношение половых клеток, находящихся на разных ступенях развития, в гонадах покатников озёрной нерки

У покатников 1982–1987 и 1996–1997 гг. наблюдалось замедление темпа оогенеза, в результате чего мейоциты в эти годы были доминирующей по численности группой клеток. В период 1998–2002 гг. у покатников, напротив, количество мейоцитов уменьшилось.

Оказалось, что темп развития половых клеток нерки в оз. Курильское теснее связан с суммарной численностью производителей двух смежных лет нереста, потомство, которых нагуливается одновременно в возрасте 0+ и 1+, чем с численностью родителей одного поколения.

На скорость протекания процессов гаметогенеза также влияет температура воды. Однако более сильным оказалось совместное влияние температуры воды

в слое 0-100 м и суммарной численности производителей, пропущенных за два года, которая является индикатором численности молоди в озере.

3.3. Факторы, определяющие содержание клеток периода мейотических преобразований

Количество мейоцитов — важная диагностическая характеристика темпа оогенеза в пресноводный период жизни нерки, поскольку увеличение их доли (содержания) всегда указывает на задержку развития гонад. Доля мейоцитов у самок покатников озерновской нерки за все годы наблюдений составляла 4,1–81,2 %. Совокупное влияние численности отнерестовавших за два года производителей и температуры воды на содержание мейоцитов у покатников оказалось сильным (рис. 3).

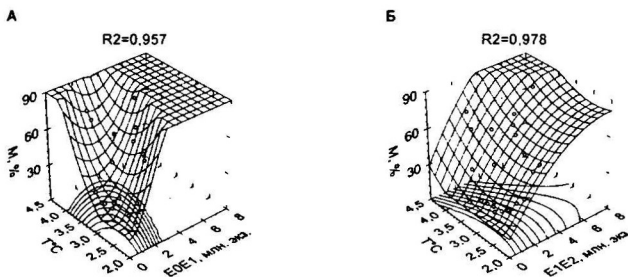


Рис. 3. Совокупное влияние среднегодовой температуры воды (T°) и суммарной численности производителей нерки за два смежных года (E_0+E_1 и E_1+E_2) на содержание мейоцитов (M) у покатников: А – первый год жизни, Б – второй год жизни

Доля мейоцитов возрастает при увеличении численности поколений нерки (количества пропущенных на нерест производителей) и температуры воды, то есть когда ощущается дефицит корма. При суммарной численности производителей за два смежных года ниже 2 млн. экз. и, соответственно, относительно низкой численности молоди, содержание мейоцитов составляет всего 4–13%, т.е. задержки развития на стадии мейотических преобразований не происходит.

При суммарной величине пропуска нерки за два смежных года, составляющей от 2 до 3 млн. экз. задержка развития в период мейоза наиболее изменчива (доля мейоцитов – 8–64%). Она определяется уровнем нагульной ёмкости экосистемы, зависящей от скорости воспроизводства кормовых организмов при существующем уровне прогрева воды. При численности родителей за два смежных года выше 3 млн. экз. содержание мейоцитов увеличивается до 80% и более, происходит задержка развития гонад и темпа созревания поколений. Это обстоятельство подтверждает точку зрения М.М. Селифонова (1988) о том, что ежегодно пропускать в озеро следует не более 1,5 млн. экз.

3.4. Факторы, влияющие на содержание и размер клеток превителлогенеза

Суммарная численность производителей нерки за два смежных года и температура воды определяют долю ооцитов 1–3-й ступеней периода превителлогенеза. Размер клеток, помимо указанных факторов, зависит от соотношения половых клеток.

Совокупное нелинейное влияние численности молоди смежных поколений, выраженное через суммарную за два годы численность производителей, и температуры воды на содержание ооцитов 1-й ступени цитологического роста оказалось сильнее во второй год жизни в озере ($R^2=0,976$), чем в первый ($R^2=0,888$). Диаметр ооцитов 1-й ступени увеличивался при ухудшении условий для развития ооцитов последующих ступеней превителлогенеза.

У покатников нерки в большинстве случаев доминируют ооциты 2-й ступени периода превителлогенеза. Диапазон содержания ооцитов 2-й ступени за годы наблюдений очень велик – от 4,4 до 80,5%. Условия первого года жизни определяют содержание ооцитов 2-й ступени у будущих покатников. Доля этих клеток возрастает при снижении температуры воды и суммарной за два года численности пропущенных на нерест производителей (рис. 4А).

При суммарном за два года пропуске производителей в количестве менее 3 млн. экз. ослабляется внутривидовая конкуренция у молоди, а низкая температура приводит к уменьшению потребности в пище и сопровождается более эффективным ее усвоением (Бретт, 1983). При суммарной численности производителей за два года свыше 3 млн. и широком диапазоне температуры воды содержание ооцитов 2-й ступени у молоди оказывается низким.

Во второй год жизни молоди нерки совокупное влияние температуры воды и суммарной численности производителей двух смежных лет нереста неоднозначно (рис. 4Б). При малой численности пропущенных за два года в озеро производителей нерки повышенное содержание ооцитов 2-й ступени (более 46%) характерно для лет с температурой выше среднеголетней ($3,3^{\circ}\text{C}$). Повышенное содержание ооцитов 2-й ступени теоретически может иметь место при высоком, за два смежных года, пропуске производителей, но при температуре воды ниже $3,3^{\circ}\text{C}$.

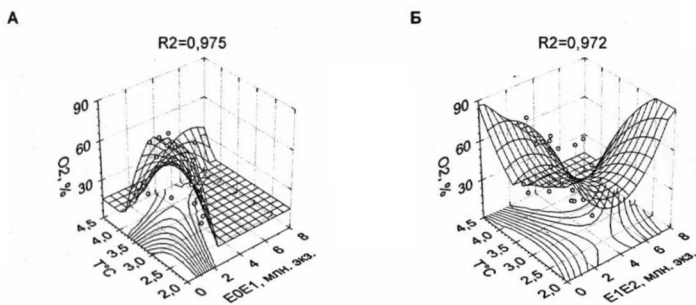


Рис. 4. Совокупное влияние среднегодовой температуры воды (T° , .. суммарной величине производителей двух смежных лет (E_0+E_1 и E_1+E_2) на содержание ооцитов 2-й ступени (O_2) у покатников: А – первый год жизни, Б – второй год жизни

Средний диаметр ооцитов 2-й ступени зависит от многих факторов, действие которых разнонаправлено. Наиболее тесная связь диаметра ооцитов 2-й ступени существует с относительным содержанием как самих этих клеток ($R^2=0,874$), так и с содержанием мейоцитов ($R^2=0,918$). При содержании ооцитов 2-й ступени ниже 30% или содержании мейоцитов выше 60% средний

диаметр клеток меньше, чем при отсутствии задержки развития на стадии мейотических преобразований.

Доля наиболее развитых половых клеток – ооцитов 3-й ступени также оказалась связана с количеством, пропущенных на нерест производителей нерки за два года (т.е. количеством молоди) и температурой воды. Однако, связь эта менее тесная по сравнению со связью, обнаруженной для менее развитых половых клеток. Средний размер ооцитов 3-й ступени изменяется в соответствии с таковым у ооцитов 2-й ступени.

Глава 4. Гистологическая характеристика гонад и биохимические показатели молоди нерки оз. Курильское в первое лето и осень нагула в Охотском море

4.1. Гаметогенез в ранний морской период жизни

Гаметогенез тихоокеанских лососей в ранний морской период жизни оставался мало исследованным, за исключением подробно описанного гаметогенеза горбуши (Персов, 1965, 1966).

Яичники молоди нерки после ската в море имеют вид двух продолговатых тел трехгранной формы. Длина их около 10–15 мм, ширина – около 1 мм. В яичниках слегка заметны яйценозные пластинки, икринки визуальнo неразличимы. Семенники нитеобразные, длиной 20–30 мм. Развитие ооцитов нерки на этих стадиях происходит по той же схеме, что и у других видов лососей (Персов, 1963, 1965, 1966; Иевлева, 1970б; Мурза, Христофоров, 1991). Ооциты в превителлогенезе проходят пять ступеней развития.

В период ската плотное периферическое кольцо в ооцитах 3-й ступени, состоящее из РНК, становится ажурным. В участках окрашенной плазмы встречаются вакуоли, которые и не имеют строгого зонального расположения. В начале морского нагула молоди наблюдаются характерные изменения в ооплазме – появляется более светлая широкая зона плазмы вокруг ядра. Ооциты 3-й ступени имеют в окрашенном периферическом кольце несколько мелких вакуолей, расположенных ближе к ядру (рис. 5А), в дальнейшем

большое количество вакуолей располагается по площади всего периферического кольца (рис. 5Б).

Ооциты в начале 3-й степени периода превителлогенеза наблюдаются на срезах гонад молоди нерки возраста 1+ в море в июне и июле (до 69,5%). Завершающее развитие ооцитов данной степени отмечено у молоди возраста 2+ и 3+ (до 74,2%).

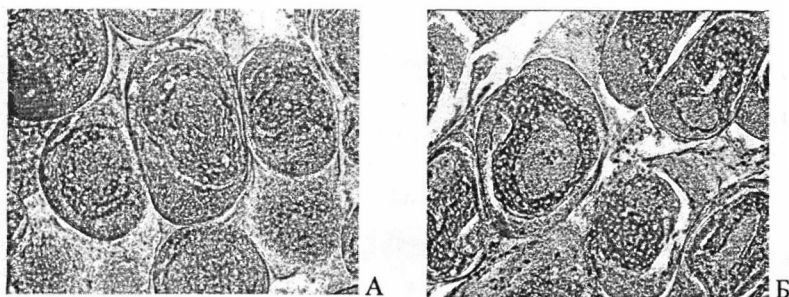
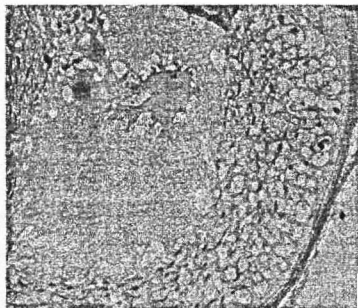


Рис. 5. Срез яичников молоди нерки в ранний морской период. Ооциты начала 3-й степени периода превителлогенеза: мелкие жировые вакуоли располагаются в зоне периферического кольца (А). Ооциты завершающего этапа развития 3-й степени: жировые вакуоли располагаются по всей площади периферического кольца (Б). Ув.: 20х40.

Следует отметить, что в яичниках молоди нерки возраста 2+, пойманной в октябре 2001 г., уже появляются ооциты периода вителлогенеза (рис. 6). Их периферическая зона вакуолизирована, в цитоплазме видны сформированные кортикальные вакуоли, лежащие в несколько слоев и примыкающие непосредственно к оболочке ооцита. Вакуоли с липидами имеют разный размер: более крупные находятся ближе к центральной части ооцита, а мелкие — к периферии. Яйцевая оболочка ооцита значительно утолщена по сравнению



с ооцитами периода цитоплазматического роста, ее ширина на срезах варьирует между 23 и 26 мкм.

Рис. 6. Срез ооцитов периода вителлогенеза у морской молоди нерки. Фаза вакуолизации цитоплазмы. Ув.: 20х10.

На начальном этапе вителлогенеза, в фазе вакуолизации цитоплазмы, вакуоли мелкие — от 0,5–2,0 мкм. Диаметр таких ооцитов в среднем составляет 270 мкм, ядра — 99 мкм. Ядро ооцита расположено центрально, имеет фестончатые края и периферические ядрышки. Такая цитоморфологическая картина развивающихся клеток свидетельствует о том, что ооциты вступили в период трофоплазматического роста.

В первые лето и осень морской жизни ооциты молоди нерки последовательно проходят пять ступеней периода превителлогенеза, отдельные более развитые клетки вступают в период вителлогенеза.

В июне-октябре в Охотском море семенники молоди нерки находятся в сперматогониальном периоде, не проявляя тенденции к активному дальнейшему развитию. Развитие семенников у молоди в первые годы жизни сводится к пополнению количества мужских половых клеток — сперматогоний, а процесс активного сперматогенеза у них начинается лишь незадолго до начала нерестовой миграции.

4.2. Динамика развития яичников молоди

После ската у самок молоди нерки интенсифицируется рост и развитие половых клеток и наблюдается ускоренный переход от количественно преобладающих в июне ооцитов 3-й ступени периода цитологического роста к доминирующим в октябре ооцитам 4-й ступени. Ооциты 5-й ступени формируются в осенние месяцы морского нагула молоди. Одновременно увеличивается и размер половых клеток.

Анализ соотношения групп клеток на разных ступенях развития в 2001–2003 и 2005 гг. показал, что скорость развития гонад в 2001 г. была наиболее высокой – 1,8% ооцитов перешли в период вителлогенеза. В 2005 г. скорость развития гонад была значительно ниже. Синхронно с этим показателем варьировал и средний диаметр ооцитов 5-й ступени превителлогенеза (таблица 2).

Таблица 2 Межгодовая изменчивость численности родителей (Е), суммарной величины производителей нерки двух смежных лет (E_1+E_2), индекса обеспеченности пищей в ранний морской период (Кп), содержания липидов, калорийности мышц молоди нерки и характеристик ооцитов

Год нереста	Е, млн. экз.	$E_1 + E_2$, млн. экз.	Год ската	Масса*, г	Кп	Липиды % сырой массы	Калорийность, кал/г сырой массы	Средний диаметр ооцита 5-й ступени, мкм	Соотношение ооцитов 1-3 и 4-5 ступеней периода привителлогенеза
1988	0,62	1,27	2001	141	0,76	3,14	1129	222,7	15,3/82,9
1999	1,19	1,81	2002	130	0,54	2,21	1181	198,5	50,7/49,3
2000	1,97	3,16	2003	164	–	8,96	1438	200,1	17,6/82,4
2002	2,64	4,75	2005	145	1,67	7,26	1391	191,9	31,6/68,4

Кп – индекс обеспеченности пищей.

4.3. Биохимические показатели молоди в период после ската в море

Лето и осень в первый год морской жизни в организме молоди протекают интенсивные обменные процессы, проявляющиеся в увеличении массы тела. Биохимический анализ состава мышечной ткани молоди нерки показал повышение уровня липидов и калорийности (в 1,5-3,0 раза) (таблица 3).

Таблица 3 Биологические и биохимические показатели тела молоди нерки возраста 2+ в прикамчатских водах Охотского моря в октябре 2001– 2003, 2005 гг.

Показатель	2001 г.	2002 г.	2003 г.	2005 г.
Длина тела, см	23,3±0,38	20,9±0,53	23,4±0,23	23,7±0,28
Масса тела, г	143,6±8,13	124,5±7,33	155,5±5,02	152,9±5,79
Вода, %	79,82±0,27	78,81±0,55	78,56±0,43	78,78±0,22
Липиды, % сырой массы	3,14±0,31	2,21±0,26	8,93±0,51	7,47±0,37
Зола, % сырой массы	2,14±0,19	2,11±0,16	2,24±0,13	2,51±0,13
Ко	6,842±0,26	4,401±0,18	7,576±0,34	7,008±0,29
Эп	0,195±0,01	0,217±0,01	0,246±0,01	0,234±0,01
Калорийность, кал/г сырой массы	1129±18	1181±33	1222±37	1341±23

Примечание: Ко – Коэффициент обводнения белков, Эп – энергетический показатель.

4.4. Факторы, влияющие на скорость развития гонад молоди нерки в первое лето и осень жизни в море

В период 2001–2005 гг. складывались благоприятные условия для морского нагула молоди нерки западной Камчатки, о чем свидетельствует увеличение массы тела и ряда биохимических показателей.

Средняя масса молоди нерки в 80-е и 90-е годы изменялась от 126,9 до 133,1 г, а в период 2001–2005 гг. от 130,0 до 164,0 г., достигнув максимальных значений в 2003–2005 гг. (Ерохин, 2002; Karpenko et al., 2004; Erokhin, 2006). В тоже время, наибольшая скорость развития яичников нерки была отмечена в 2001 г.

Таким образом, в первые месяцы морского нагула биохимические показатели в большей мере отражают влияние улучшения кормовых условий на рост молоди и не связаны со скоростью развития гонад.

Скорость процессов созревания определяется продолжительностью I и II стадии зрелости гонад (Мейен, 1944), а не темпом линейно-весового роста. Это самый продолжительный период в развитии гонад и он может продолжаться несколько лет. Температурные условия при нагуле молоди во время прохождения этих стадий зрелости также оказывают влияние на изменение темпа наступления полового созревания, что было экспериментально показано на других видах рыб (Чмилевский, 1995). Общая тенденция потепления морских вод в период наблюдений (2001–2005 гг.) указывает на увеличение температуры прикамчатских вод Охотского моря, что должно было положительно отразиться на скорости созревания яичников молоди нерки. Однако, тесной связи темпа развития гонад с хорошими кормовыми и температурными условиями в прикамчатских водах Охотского моря в период после ската, мы не обнаружили.

Оказалось, что на скорость развития гонад молоди нерки в ранней морской период нагула продолжает оказывать влияние численность молоди, нагуливающаяся в озере, индикатором которой служит количество пропущенных за два года на нерест производителей. Т.е. скорость развития

гонад, заложенный в пресноводный период жизни задает темп развития гонад в ранний период обитания в море.

Более быстрое развитие гонад в первые месяцы морского нагула было отмечено для малочисленных поколений озерновской нерки от нереста в годы, когда суммарная численность производителей за два смежных года не превышала 3,0 млн. рыб (покатники 2001 г.) (см. таблицу 2). Для поколений молоди от нереста родителей, суммарная численность которых за два смежных года превышала 3 млн. особей отмечен низкий темп развития гонад, заложенный в пресноводный период и продолжающий оказывать влияние на скорость развития в первые месяцы морского нагула (покатники 2005 г.).

Таким образом, количество совместно нагуливающейся в озере молоди разных поколений, индикатором которой служит количество отнерестившихся за два смежных года производителей, может влиять не только на скорость оогенеза нерки в озере, но и на темп развития гонад в ранний морской период жизни.

Глава 5. Характеристика гонад неполовозрелой нерки в период преднерестового нагула и миграций в океане

Весной и летом в морских уловах тихоокеанских лососей встречаются как созревающие в текущем году, так и неполовозрелые особи. Определить долю созревающих рыб по внешнему виду и массе гонад, особенно в начальный период миграции, удастся далеко не всегда. Поэтому в рамках Советско-Японской Комиссии по рыбному хозяйству (Материалы СЯРК, 1962; Иевлева, 1964) была разработана и принята таблица для определения неполовозрелых особей нерки и кеты из смешанных скоплений в море по массе гонад рыб, пойманных в разные месяцы. В соответствии с этой таблицей до сих пор определяют долю неполовозрелых рыб в уловах и, соответственно, численность подходов текущего года и последующих лет нереста.

Однако, в последние 10-15 лет наблюдается увеличение размерно-весовых показателей лососей, в том числе и массы гонад (Кловач и др., 1996; Бугаев, Бугаев, 2003; Заварина, 2004). Поэтому данные из существующей таблицы для

определения неполовозрелых особей нерки (Ishida et al., 1961; Takagi, 1961; Иевлева, 1964) (таблица 4) оказались недостаточными для удовлетворительной оценки доли неполовозрелых рыб в смешанных морских скоплениях, что, зачастую, приводит к ошибке при учете численности половозрелых рыб и недоучету числа особей последующих лет нереста.

Таблица 4 Значения массы гонад (г) для определения неполовозрелых особей нерки (Иевлева, 1964)

Пол	Май	Июнь				Июль		
	3-я декада	1-я декада	2-я декада	3-я декада	1-я декада	2-я декада	3-я декада	
Самки	<15,0	<15,0	<20,0	<20,0	<25,0	<25,0	<25,0	
Самцы	<2,3	<2,5	<3,0	<3,0	<3,0	<5,0	<5,0	

На основе гистологического и биохимического анализов гонад самок и самцов нерки были выявлены критерии неполовозрелости гонад. Наиболее тесную связь мы обнаружили между гонадосоматическим индексом (ГСИ) и содержанием воды в гонадах неполовозрелых самок всех возрастов ($r=0,91\pm0,01$; $p<0,01$). Оказалось, что в гонадах неполовозрелых самок содержание воды всегда составляет более 70,0%.

У самцов нерки была выявлена тесная связь между содержанием минеральных веществ в гонадах и ГСИ ($r=0,89\pm0,02$; $p<0,01$). Оказалось, что если содержание минеральных веществ в гонадах самцов нерки не превышает 3,0%, то они не будут принимать участие в нересте в текущем году.

Таким образом, в качестве критерия неполовозрелости самок нерки может использоваться показатель содержания воды в яичниках более 70,0%, а самцов — содержания минеральных веществ в семенниках менее 3,0%.

Мы рассчитали величины ГСИ в зависимости от полученных критериев незрелых гонад и занесли поправки в существующую таблицу определения доли неполовозрелых рыб.

В полевых условиях в период преднерестовой миграции лососей для определения доли неполовозрелых особей в смешанных скоплениях следует

ориентироваться на массу гонад и ГСИ, рассчитанный в соответствии с найденными нами критериями (таблица 5).

Таблица 5 Существующие (А) значения массы гонад (г) и поправки (Б) массы гонад (г) и соответствующего ГСИ (в скобках) и для определения неполовозрелых особей нерки

Пол	Май		Июнь		Июль		Август*
	А	Б	А	Б	А	Б	Б
Самки	<5,0	<26,0 (1,69)	<20,0	<28,0 (1,46)	<25,0	<34,0 (2,08)	<39,0 (2,17)
Самцы	<2,3	<3,3 (0,13)	<3,0	<5,0 (0,29)	<5,0	<7,5 (0,48)	<17,0 (1,04)

*ранее критериев для определения неполовозрелых особей в августе не было разработано.

Выводы

1. Численность молоди в озере, индикатором которой служит количество отнерестившихся за два смежных года производителей, и температура воды в слое 0-100 м определяют содержание половых клеток разных ступеней развития в яичниках покатников нерки из оз. Курильское.

2. Количество мейоцитов является важной диагностической характеристикой темпа оогенеза в пресноводный период жизни нерки. Увеличение их содержания всегда указывает на задержку развития гонад в периоде мейотических преобразований, замедление темпа оогенеза, скорости созревания поколений и снижение эффективности воспроизводства. Скорость прохождения периода мейотических преобразований связана с суммарным количеством пропущенных в два смежных года производителей и среднегодовой температуры воды в слое 0–100 м ($R^2=0,978$).

3. Доля ооцитов 1–3-й ступеней периода превителлогенеза тесно связана с суммарной величиной пропуска производителей на нерестилища в два смежных года и температурой воды. Абсолютное количественное доминирование ооцитов 2-й ступени (более 64%) характерно для покатников, нагуливавшихся в первый и второй годы жизни при температуре воды ниже 3,3°C и суммарной величине пропущенных на нерест в два смежных года производителей менее 3,0 млн. рыб.

4. Размер половых клеток, помимо указанных факторов, определяется их соотношением. Диаметр ооцитов 2-й ступени зависит от доли мейоцитов ($R^2=0,844$) и ооцитов 2-й ступени цитологического роста ($R^2=0,874$). При задержке развития половых клеток средний диаметр ооцитов 2-й ступени минимален. Крупные и наиболее развитые клетки характерны для поколений низкой численности.

5. В течение первого лета и осени жизни в море у молоди нерки происходит сокращение доли ооцитов ранних ступеней периода превителлогенеза, увеличение содержания ооцитов поздних ступеней и переход наиболее развитых клеток к периоду вителлогенеза.

6. Темп развития гонад нерки в ранний морской период жизни определяется скоростью развития гонад, заложенной в пресноводный период. Обеспеченность пищей и температурный режим в море не оказывают прямого влияния на темп развития гонад молоди нерки в ранний морской период жизни.

7. Критерием оценки неполовозрелости самок нерки в период преднерестовой миграции является показатель содержания воды в яичниках выше 70,0%, неполовозрелости самцов – содержание минеральных веществ в семенниках менее 3,0%.

Практические рекомендации

Для определения неполовозрелых особей нерки в смешанных морских уловах в весенне-летний период следует пользоваться таблицей значений массы гонад и ГСИ, основанной на критериях, выявленных с помощью биохимического и гистологического анализов.

Наибольшей эффективности воспроизводства озерновской нерки, следует ожидать при пропуске на нерест около 1,5 млн. производителей ежегодно. Если в тот или иной год в озеро пропущено более 1,5 млн. особей, на следующий годы численность производителей, пропускаемых на нерест, должна быть снижена с тем, чтобы суммарный за два смежных года пропуск составлял не более 3 млн. производителей.

Список опубликованных работ на тему диссертации

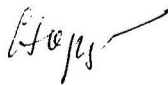
1. Влияние фертилизации на гистологические показатели гонад молоди озерновской красной // Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. Владивосток: ДВГУ, 1988. – С. 105–113.
2. Биологическая характеристика кеты *Oncorhynchus keta* в период летнего нагула в море // Вопр. ихтиол. Т. 36. №5. – 1996. – С. 622–630. (соавторы: Кловач Н.В., Ржанникова Л.А.).
3. Состояние яичников покатной молоди нерки оз. Курильского и его роль в формировании возрастной структуры стада // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки. Тез. второй науч. конф. Петропавловск-Камчатский, 2000. – С. 58–61.
4. Сравнительный анализ состояния яичников покатной молоди нерки *Oncorhynchus nerka* из реки Озерной в разные годы // Экологическая физиология и биохимия рыб в аспекте продуктивности водоёмов. Тр. ВНИРО. Т. 141. – 2002. – С. 146–151.
5. Влияние численности отнерестовавших рыб и условий пресноводного нагула на соотношение и размер половых клеток самок покатников нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в оз. Курильском (Западная Камчатка) // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов: Мат-лы междунар. науч. конф. Петрозаводск: Изд-во Института биологии КарНЦ РАН, 2004. – С. 92–93. (соавторы: Миловская Л.В., Толстяк Т.И.).
6. Гистологическая и биохимическая характеристики гонад неполовозрелых особей кеты и нерки в период анадромных миграций // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов: Мат-лы междунар. науч. конф. Петрозаводск: Изд-во Института биологии КарНЦ РАН, 2004. – С. 37–38. (соавтор: Шершнева В.И.).
7. К методике определения оптимального количества производителей с учетом влияния условий пресноводного нагула на воспроизводительную систему покатников нерки (*Oncorhynchus nerka* Walb.) р. Озерная (Западная Камчатка) // Методические основы исследований рыб дальневосточных морей.

Тр. ВНИРО. Т. 146. – 2007. – С. 97–116. (соавторы: Миловская Л.В., Толстяк Т.И.).

8. Уточнение критериев половозрелости кеты и нерки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Сб. науч. трудов. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, – 2007. – Вып. 9. – С. 35–67. (соавтор: Шершнева В.И.).

9. Физиологические и гистологические критерии оценки качества молоди нерки в первое лето и осень ее жизни в море // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов: Мат-лы междунар. науч. конф. Петрозаводск: Изд-во Института биологии КарНЦ РАН, 2007. – С. 44–45. (соавторы: Декштейн А.Б., Шершнева В.И.).

10. The influence of escapement and feeding conditions on female maturation rate of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) smolts // North Pacific Marine Science Organization. XI Annual Meeting. October 18-26. Qingdao, People's Republic of China, 2002. – P. 202. (соавторы: Миловская Л.В., Толстяк Т.И.).



Подписано к печати 20 декабря 2007 г.

Заказ от 22 декабря 2007 г.

Издательство КамчатНИРО,

683602, Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная 18

Объем 24 стр. А5

Тираж 100 экз.

10